Acta Botánica Mexicana (1993), 21:15-21

MOVIMIENTO FOLIAR EN *LARREA TRIDENTATA* (SESSE & MOC. EX DC.) COV. EN RELACION CON LA SEQUIA Y LA EDAD DE LA HOJA

PEDRO LUIS VALVERDE

Departamento de Biología, División CBS
Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa
Apartado Postal 55-535
09340 México, D.F., México

SANTIAGO ARIZAGA Y EXEQUIEL EZCURRA

Centro de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado Postal 70-275
04510 México, D.F., México

RESUMEN

La gobernadora (*Larrea tridentata*) es una planta perenne común de los desiertos de México con hojas bifoliadas, anfiestomáticas y divaricadas. Las hojas pueden cerrar verticalmente sus foliolos y así variar su perfil con respecto a la radiación solar directa.

Un experimento de invernadero fue hecho para evaluar (a) la cantidad de movimiento foliar presente en las plantas juveniles y (b) la influencia de la sequía y la edad de la hoja en este movimiento.

En el invernadero, la apertura foliar varió significativamente con el estado hídrico del suelo, la hora del día y la edad de la hoja. Los foliolos abrieron en las primeras horas de la mañana y se cerraron al atardecer. Las plantas sometidas a estrés hídrico mostraron aperturas de foliolos significativamente menores que aquellas plantas que no lo estaban. Los foliolos de las hojas jóvenes se mostraron significativamente más cerrados que los de las hojas maduras y viejas.

ABSTRACT

The creosote bush (*Larrea tridentata*) is a common desert perennial shrub with bifoliate, amphistomatic, divaricate leaves. The leaves can vertically close their folioles and vary their profile with respect to direct solar radiation.

A greenhouse experiment was done to evaluate (a) the amount of foliole movement present in creosote saplings and (b) the influence of drought and leaf age on their movement.

In the greenhouse, foliole aperture varied significantly with the water status of soil, the hour of the day and the age of the leaf. Folioles opened in the early morning and closed in the late afternoon. Stressed plants showed foliole apertures significantly lower than those of non-stressed plants. Folioles from young leaves were significantly more closed than those from mature or old leaves.

INTRODUCCION

Las gobernadoras (*Larrea* spp., Zygophyllaceae) forman uno de los géneros más característicos de plantas de los desiertos esclerófilos en el continente americano. En un trabajo reciente (Ezcurra et al., 1991) se ha mostrado que la orientación foliar es una importante característica distintiva de las especies de *Larrea*. En dos de ellas (*L. cuneifolia* y *L. nitida*), las hojas dispuestas verticalmente permiten a las plantas evitar la exposición a la radiación solar directa del mediodía en verano. La orientación azimutal, por otro lado, permite transferir la intercepción de luz máxima a (a) las primeras horas de la mañana y las últimas del atardecer en el caso de *L. cuneifolia*, una especie subtropical de hojas orientadas al este; y a (b) el invierno y la primavera lluviosa en el caso de *L. nitida*, una planta de la Patagonia que presenta hojas erectas con caras que miran al noreste. La preferencia azimutal de cada especie está altamente correlacionada con su distribución geográfica. Un tercer taxon sudamericano, *L. divaricata*, no presenta orientación azimutal y muestra una amplia distribución geográfica.

En Norteamérica, el género *Larrea* está representado por una sola especie, *L. tridentata*, que es morfológicamente similar a su antecesor sudamericano, *L. divaricata* (Hunziker et al., 1972, 1977). Ambas presentan hojas bifoliadas, divaricadas, sin preferencia azimutal (Neufeld et al., 1988, Ezcurra et al., 1991). Comparada con el alto grado de especialización arquitectónica de *L. nitida* y *L. cuneifolia, L. tridentata* parece tener la arquitectura de una planta generalista, como su vicariante *L. divaricata* (ver Ezcurra et al., 1991).

Las hojas divaricadas en *Larrea tridentata* (y también en *L. divaricata*) pueden garantizar un cierto grado de plasticidad fenotípica, dado que pueden cerrar verticalmente sus foliolos, y regular así la cantidad de luz que interceptan (Fig. 1). Esta característica, notada por Ashby (1932, ver también Runyon, 1934), ha sido olvidada en la literatura como un rasgo arquitectónico importante de la gobernadora, debido fundamentalmente a que la distribución espacial del follaje es mucho más evidente (ver Neufeld et al., 1988). En un trabajo anterior (Ezcurra et al., 1992), determinamos en condiciones naturales (para diversos desiertos mexicanos) y experimentales, que los foliolos de la gobernadora pueden cerrarse verticalmente y de esta manera regular la intercepción de radiación solar directa. Se encontró que este movimiento foliar está fuertemente relacionado con el estado hídrico de la planta, el potencial de agua del suelo y con la hora del día. En el presente trabajo, mostramos con más detalle los resultados del movimiento foliar en plantas juveniles de gobernadora bajo condiciones de invernadero considerando el efecto de (a) la edad de las hojas y (b) el potencial hídrico del suelo.

METODOS

Se estudiaron cinco plantas de *Larrea tridentata* que se desarrollaron a partir de semillas procedentes de la región semidesértica en el estado de Querétaro (21°02'N, 99°49'O, 1350 m s.n.m., colectadas 11/18/88), en el invernadero del Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (19°19'N, 99°11'O, 2234 m s.n.m.). Todas las plantas tenían trece meses de edad en el momento del estudio. Las hojas de cada planta se clasificaron en tres categorías de acuerdo con su proximidad al ápice: (a) hojas jóvenes, (b) hojas maduras y (c) hojas viejas. Las hojas jóvenes tenían aproximadamente un mes de edad y se localizaban próximas al ápice, mientras que las viejas tenían trece meses de edad y

(a)

(b)

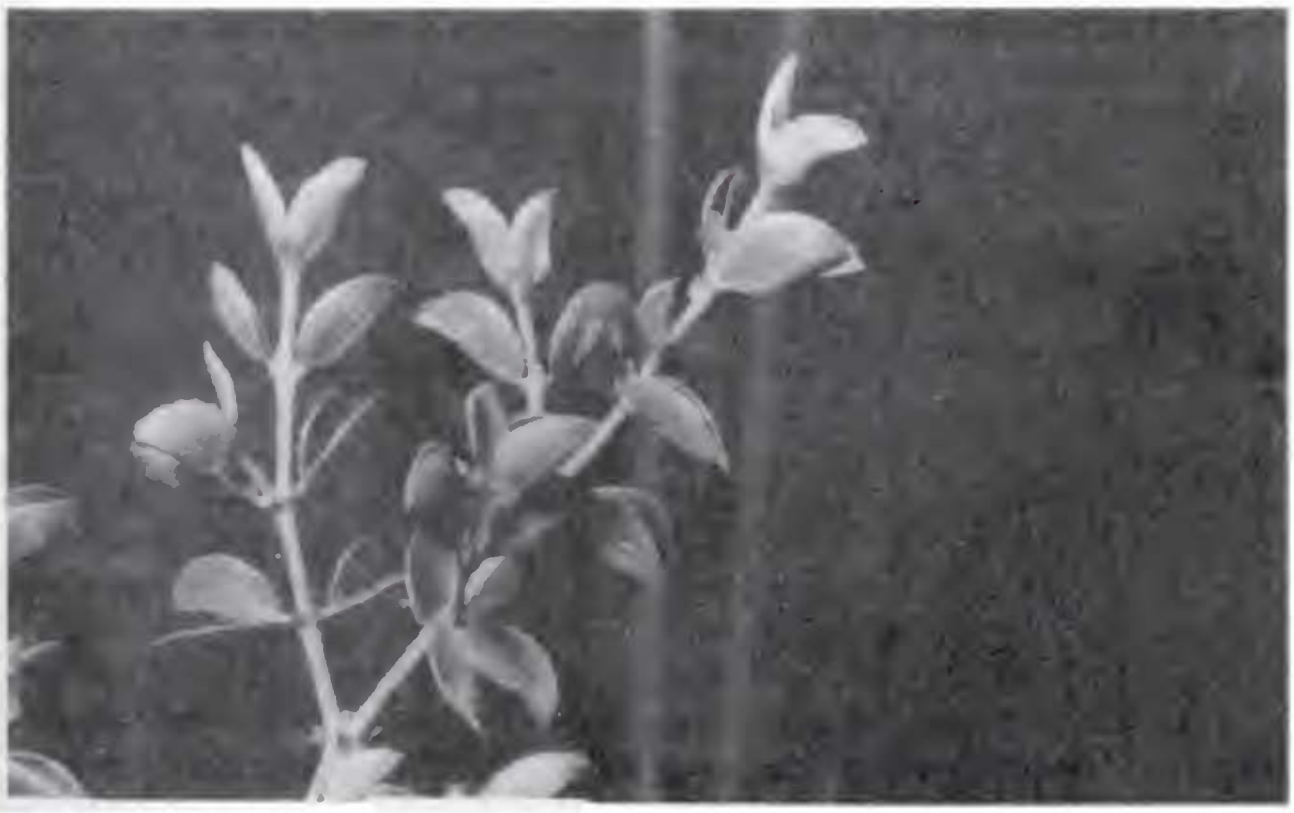

Fig. 1. Foliolos maduros de *Larrea tridentata* (a) abiertos en la mañana (12 horas), y (b) cerrados en el atardecer (20 horas).

estaban lejos del ápice. Las hojas maduras ocupaban una posición intermedia a lo largo de los tallos. Se seleccionaron aleatoriamente dos hojas por planta dentro de cada categoría totalizando una muestra de seis hojas por planta. Un total de 30 hojas fueron muestreadas (5 plantas X 3 edades de la hoja X 2 réplicas).

El ángulo entre los foliolos de las 30 hojas seleccionadas fue medido cada hora, de las 7.00 a las 19.00. Las mediciones se realizaron en dos períodos diferentes. La primera serie de mediciones se efectuó el 14 de julio de 1989, cuando todas las plantas estaban sujetas a estrés hídrico al eliminar el riego las dos semanas anteriores. La segunda serie de mediciones se realizó el 14 de agosto, después de un mes de riego adecuado. Adicionalmente, las plantas en esta segunda medición habían sido regadas el día anterior a capacidad de campo del suelo.

Por lo tanto, cada serie de mediciones representa un nivel diferente en la disponibilidad de agua. Debido a la dificultad de desarrollar un gran número de plantas simultaneamente en el invernadero, el tratamiento de estrés hídrico se realizó con las mismas plantas que un mes más tarde fueron sujetas al tratamiento de riego. La cuantificación del potencial agua en el suelo se determinó por psicrometría (Turner, 1981), mediante el microvoltímetro HR-33T y la cámara de muestreo C-52 (Wescor, Inc., Logan, Utha, USA). Esta determinación se realizó a tres profundidades y en dos sitios diferentes en 2 de las 5 macetas utilizadas para estudiar el movimiento foliar.

Debido a que el ángulo entre los foliolos varió en todos los casos entre 0° y 160°, las diferencias entre la estadística circular y la convencional fueron insignificantes (Batschelet, 1981). Dentro del intervalo observado, mayores valores angulares representan necesariamente una mayor separación entre foliolos (para más detalles sobre este aspecto metodológico ver Ezcurra et al., 1992). Así, para simplificar el análisis y la interpretación, se empleó la estadística convencional. Se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) para evaluar el efecto de las tres variables bajo estudio (hora del día, edad de la hoja y estado hídrico) sobre la apertura de los foliolos.

RESULTADOS

El potencial hídrico del suelo después de suspender el riego durante las dos semanas anteriores, mostró valores sumamente bajos (en todos los casos las lecturas fueron menores del valor mínimo detectable por el microvoltímetro que es de -9.6 MPa. En condiciones de campo Ezcurra et al. (1992) han medido en la gobernadora, bajo condiciones de estrés hídrico, un potencial de -8.5 MPa. Esto implica que después de suspender el riego durante dos semanas, la cantidad de agua disponible en el suelo para las plantas juveniles de gobernadora en el experimento de invernadero fue prácticamente nula. Por el contrario, después de regar a saturación el suelo se recargó de agua y el potencial hídrico adquirió un valor de cero MPa., el cual se mantuvo durante una semana.

La apertura foliar varió significativamente con el estado hídrico de la planta, la hora del día y la edad de la hoja (Fig. 2). No se encontraron diferencias significativas entre las plantas individuales. Las plantas sometidas a estrés mostraron aperturas foliares significativamente menores que las de las plantas que no lo fueron. Los foliolos siempre estuvieron abiertos cerca de su máxima apertura desde las 7.00 horas, y se mantuvieron así hasta cerca de las 16.00 horas. Después de las 16.00 horas se cerraron en 2-4 horas (Fig. 2). Finalmente, los foliolos de las hojas jóvenes estuvieron significativamente más cerrados que las hojas maduras y

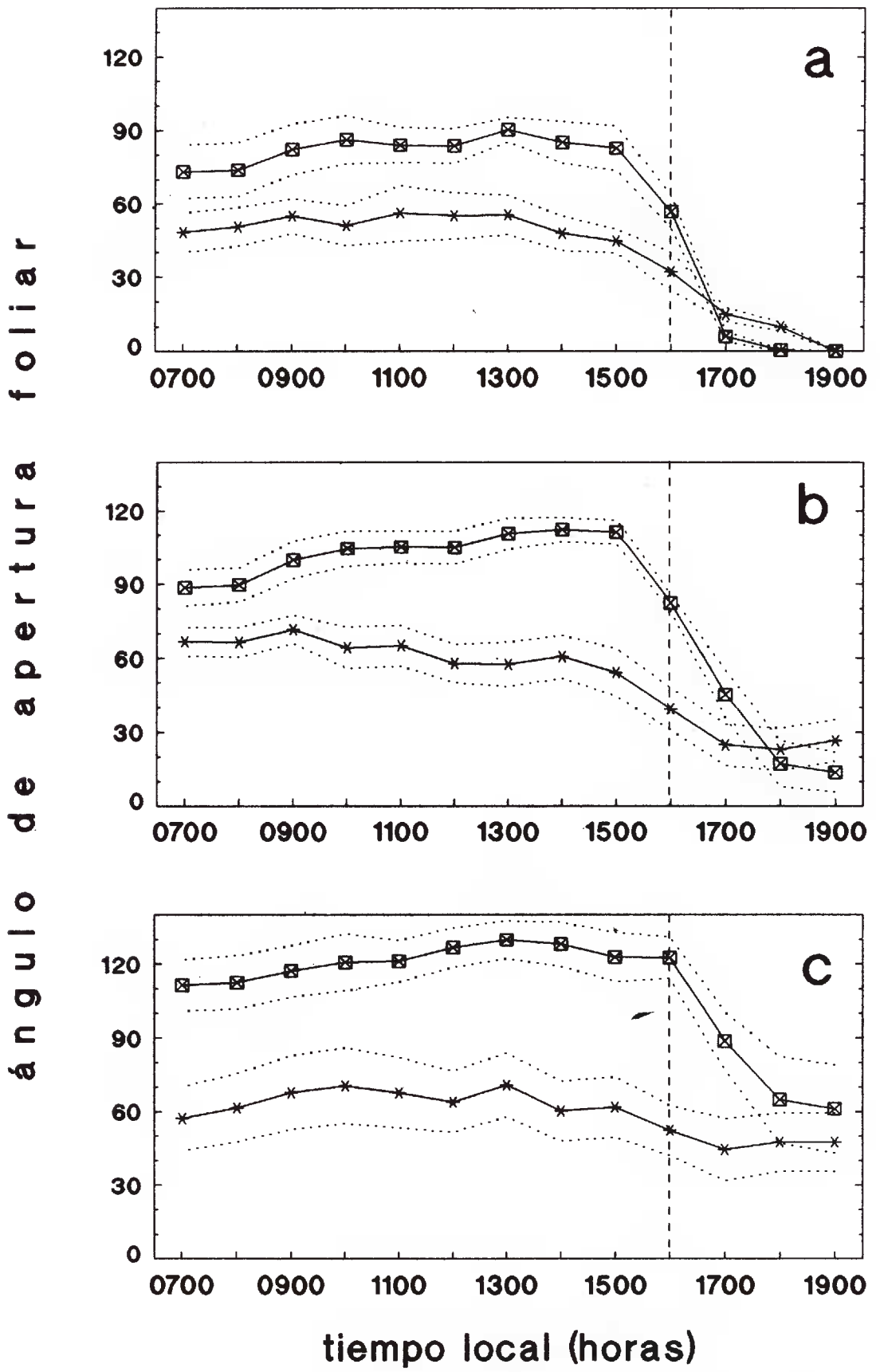

Fig. 2. Marcha horaria de los ángulos foliares de *Larrea tridentata* desarrollada en el invernadero, para (a) hojas jóvenes, (b) hojas maduras y (c) hojas viejas. Las curvas para plantas bien irrigadas se muestran mediante cuadros, y para plantas sometidas a estrés hídrico por asteriscos. Los errores estándar están señalados por líneas punteadas. El ANDEVA de esta gráfica está representado en el Cuadro 1. La incidencia de radiación en el invernadero se inició para julio y agosto a las 0530 y 0540 horas respectivamente, mientras que la ausencia de radiación directa (- - -) se presentó a las 1600 y 1554 horas respectivamente.

viejas.

Se encontraron también términos de interacción significativos entre las tres principales variables (Cuadro 1). Las plantas sometidas a estrés fueron más constantes en el tiempo, mientras que los foliolos más afectados fueron más sensibles a los cambios de hora. En las hojas más viejas el estado hídrico afectó al ángulo foliar más que en las hojas jóvenes: las diferencias entre los foliolos irrigados y no irrigados fue mayor para las hojas viejas. Por otro lado, las hojas viejas variaron menos en el tiempo que las hojas jóvenes y maduras, sus aperturas foliares fueron relativamente más constantes a través del día.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Existe una estrecha relación entre la apertura foliar y el estrés hídrico. En general, las plantas sometidas a mayor estrés muestran menor apertura entre foliolos que los individuos no afectados. La apertura foliar varía de una manera diferencial de acuerdo con la edad de las hojas. Las hojas jóvenes, en general, están más cerradas y más erectas que las hojas viejas. De esta manera, la intercepción de luz a mediodía es transferida a las hojas viejas, y la ventaja diferencial de poseer mesófilo erecto se concentra sobre las hojas jóvenes (un modelo detallado de intercepción de luz y una discusión de este problema se presenta en Ezcurra et al., 1992). Esto es particularmente cierto en plantas no afectadas, en las cuales las hojas viejas

Cuadro 1. Cuadro de ANDEVA, en el que se describe la variación del ángulo foliar en relación al estrés hídrico, hora del día y edad de la hoja (ver también Fig. 2).

Fuente	S.C.	g.l.	C:M.	F	P	r^2
Efectos principales	73815	15	4921.0	166.8	<0.0001	0.87
Estrés hídrico	22952	1	22952.0	778.0	<0.0001	0.27
Edad	14613	2	7306.5	247.7	<0.0001	0.17
Hora	36250	12	3020.8	102.4	<0.0001	0.43
Términos de interacción	10652	38	280.3	9.5	<0.0001	0.13
Estrés hidr. X Edad	2708	2	1354.0	45.9	<0.0001	0.03
Estrés hidr. X Hora	5636	12	469.7	15.9	<0.0001	0.07
Edad X Hora	2308	24	96.2	3.3	<0.0027	0.03
Modelo completo	84467	53	1593.7	54.0	<0.0001	0.99
Error	708	24	29.5			
Total	85175	77	1106.2			

tienen, en promedio, 30° de apertura foliar más que las hojas jóvenes. Las hojas viejas son probablemente más resistentes que las hojas jóvenes a este estrés adicional, dado que están más esclerosadas y, adicionalmente, se encuentran parcialmente sombreadas por las hojas jóvenes de arriba.

Cuando la disponibilidad de agua es alta, los foliolos se abren desde la mañana. Bajo estas condiciones la planta posiblemente usa mucha agua, dado que la exposición a la luz directa fotosintéticamente activa se incrementa, pero puede también interceptar más radiación (Ezcurra et al., 1992). Así, las plantas de esta especie pueden regular, a través del movimiento foliar, el uso del agua y la estrategia de intercepción de luz. El cambio del ángulo del dihedro que forman las hojas divaricadas permite a la gobernadora funcionar tanto como una planta conservadora de agua, o como una planta consumidora, sin perder sus hojas. Esto posiblemente confiere a la especie una gran plasticidad en zonas áridas: una amplia apertura foliar puede permitirle interceptar abundante radiación fotosintéticamente activa durante períodos de alta disponibilidad de agua, mientras que el cierre de los foliolos durante las temporadas calientes y secas le permite disminuir la captación de radiación directa.

RECONOCIMIENTOS

Este proyecto fué apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, México). El último autor actuó como director del proyecto.

LITERATURA CITADA

Ashby, E. 1932. Transpiratory organs of *Larrea tridentata* and their ecological significance. Ecology 13: 182-188.

Batschelet, E. 1981. Circular statistics in biology. Academic Press. London. pág. 4.

Ezcurra, E., C. Montaña y S. Arizaga. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. Ecology 72(1): 23-34.

Ezcurra, E., S. Arizaga, P. L. Valverde, C. Mourelle y A. Flores-Martínez. 1992. Foliole movement and canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov. in Mexican deserts. Oecologia (Berl.) 92(1): 83-89.

Hunziker, J. H., R. A. Palacios, A. G. de Valesi y L. Poggio. 1972. Species disjuntions in *Larrea*: evidence from morphology, cytogenetics, phenolic compounds, and seed albumins. Ann. Missouri Bot. Gard. 59: 224-233.

Hunziker, J. H., R. A. Palacios, L. Poggio, C.A. Naranjo y T. W. Yang. 1977. Geographic distribution, morphology, hybridization, cytogenetics and evolution. In: Marbry, T. J., J. H. Hunziker, D. R. DiFeo (eds.). Creosote Bush. Biology and Chemistry of *Larrea* in New World Deserts. US/IBP Synthesis Series No. 6. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania. pp. 10-47.

Neufeld, H. S., F. C. Meinzer, C. S. Wisdom, M. R. Sharifi, P. W. Rundel, M. S. Neufeld, Y. Goldring y G. L. Cunningham. 1988. Canopy architecture of *Larrea tridentata* (DC.) Cov., a desert shrub: foliage orientation and direct bean radiation interception. Oecologia (Berl.) 75: 54-60.

Turner, N. C. 1981. Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. Plant and Soil 58: 339-366.

Runyon, E. H. 1934. The organization of creosote bush with respect to drought. Ecology 15: 128-138.